DOI:10.11931/guihaia.gxzw202302040

高黎贡山南段海拔梯度森林乔木层时空动态

罗亚皇[1,5,6]，马梁梁[1,2]，高连明[1,6]，王兴杰[3]，赵玮[4]，

杨兴亮[4]，马绍宾[3]，施晓春[4*]，刘杰[1,5*]

（1. 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室，昆明 650201；2. 中国科学院大学，北京 100049；3. 云南大学生命科学学院，昆明 650091；4. 高黎贡山国家级自然保护区保山管理局，云南 保山 678000；5. 中国科学院昆明植物研究所西南野生生物种质资源库，昆明 650201；6. 中国科学院昆明植物研究所丽江森林生态系统国家野外科学观测研究站，云南 丽江 674100）

摘　要：研究群落物种组成和多样性的时空动态对揭示生物多样性的分布规律以及预测全球变化情景下生物多样性的变化趋势具有重要意义。然而，在山地生态系统中，不同海拔梯度的森林群落物种多样性和系统发育多样性如何随着时间尺度的变化仍不清楚。该研究以高黎贡山南段东、西坡海拔梯度（960~2 878 m）森林群落固定监测样带的 17 个样方为研究对象，基于 2004、2008 和 2013 年乔木层(DBH ≥ 5 cm)重调查数据，分析样方内物种组成、物种多样性和系统发育多样性 9 年的动态变化。结果表明：（1）沿着海拔梯度，物种多样性呈现单峰分布格局，系统发育多样性呈现上升的趋势，系统发育结构呈现聚集到离散或者随机的结构。（2）在时间尺度上，9 年间森林乔木层在物种多样性和系统发育多样性上并未发生显著性变化。然而，系统发育结构随着时间的推移呈现更加聚集的趋势。（3）在海拔梯度上，东坡低海拔区域（960~1 381 m）的森林群落样方呈现显著的物种丧失，其植被完全被耕地所替代。其中，诃子(*Terminalia chebula*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、清香木(*Pistacia weinmanniifolia*)、枳椇 (*Hovenia acerba*)和假香冬青(*Ilex wattii*)等为主要的丧失物种。相反，基于多度的β多样性分析表明，物种获得主要集中在西坡低海拔的样方，群落中丰富度显著增加的物种主要为曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*)、华山矾(*Symplocos chinensis*)和台湾杉(*Taiwania cryptomerioides*)等。据此，我们推测高黎贡山海拔梯度森林乔木层的群落结构和多样性的动态变化在中高海拔受群落演替和气候变化的制约，而在低海

基金项目：国家自然科学基金(41971071, 32071541)；中国科学院从“0 到 1”原始创新项目（ZDBS-LY-7001）；云南省万人计划“青年拔尖”人才项目（YNWR-QNBJ-2018-146）；云南省应用基础研究计(202101AT070168)；中国科学院“西部之光”人才项目。

第一作者：罗亚皇（1987-），博士，副研究员，主要从事群落生态学研究，（E-mail）luoyahuang@mail.kib.ac.cn。

***通信作者：**刘杰，博士，副研究员，主要从事植物多样性起源演化和保护研究，（E-mail）liujie@mail.kib.ac.cn；施晓春（1970-），高级工程师，主要从事植物学和民族植物学研究，（E-mail）shixc@126.com。

拔主要受人类活动的影响。该研究结果将加深对高黎贡山亚热带常绿阔叶林植物群落动态变化的认识，也将有助于该地区精准保护策略的制定。

关键词：群落动态，海拔梯度，高黎贡山，物种多样性，系统发育多样性，时空尺度

中图分类号：Q948　　　　　　　　　**文献标识码**：A

Spatiotemporal dynamics of forest arbor layer along an elevational gradient in the southern Gaoligong Mountains

LUO Yahuang[1,5,6], MA Liangliang[1,2], GAO Lianming[1,6], WANG Xinjie[3], ZHAO Wei[4], YANG Xingliang[4], MA Shaobin[3], SHI Xiaochun[4*], LIU Jie[1,5*]

(1. *CAS Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences,* Kunming 650201, China; 2. *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China; 3. *School of Life Sciences, Yunnan University,* Kunming 650091, China; 4. *Gaoligongshan National Nature Reserve Baoshan Bureau*, Baoshan 678000, Yunnan, China; 5. *Germplasm Bank of Wild Species in China, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences,* Kunming 650201, China; 6. *Lijiang National Field Station of Forest Ecosystem Research, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Lijiang 674100, Yunnan, China)

Abstract: A better understanding of the spatiotemporal dynamics of species composition and biodiversity provides significant insights into the distribution patterns of biodiversity and the prediction of biodiversity fate in a global change context. However, how species and phylogenetic diversity change along elevational gradient with temporal scale in mountain ecosystems is largely unknown. In this study, we used census data (2004, 2008 and 2013) of an elevational transect (elevational range 960−2 878 m) covering eastern and western slopes of Gaoligong Mountains, SW China, to investigate the spatiotemporal dynamics of forest arbor layer (DBH≥5 cm) species diversity and phylogenetic diversity. The results were as follows: (1) Species diversity was hump-shaped along the elevational gradient, while the phylogenetic diversity increased with increasing elevation. Clustering phylogenetic structure was observed at low elevations, and overdispersed or random structure was detected at high elevations. (2) Overall, temporal species and phylogenetic beta diversity analysis showed no significant difference among these three investigation time points. However, we found a higher clustering of phylogenetic structure along the temporal scale. (3) Spatial beta diversity showed that there was a significant loss of species at low elevations (960−1 381 m) on the eastern slope, where the vegetation has been disturbed or completely converted into farmland. The main lost species including *Terminalia chebula*, *Quercus acutissima*,

Pistacia weinmanniifolia, *Hovenia acerba* and *Ilex wattii*. In contrast, the change in the western slope is mild at low elevations, only observing species abundance increasing, which include *Cyclobalanopsis oxyodon*, *Symplocos chinensis*, and *Taiwania cryptomerioides*. Therefore, we speculate that the change in species and phylogenetic diversity of the arbor layer of subtropical evergreen broadleaf forest may be related to succession process and climatic change in middle and high elevations, while the communities at low elevations were seriously impacted by human activities in the Gaoligong Mountains. The results will deepen the understanding of the mechanisms of plant community dynamics in the Gaoligong Mountains and provide new insights to guide precise conservation strategies in the region.

Keywords: community dynamic, elevational gradient, Gaoligong Mountains, species diversity, phylogenetic diversity, spatiotemporal scale

森林在全球碳汇、气候调节、生物多样性保护等方面具有重要的生态系统功能和服务 (Liang et al., 2016; Hisano et al., 2018)。在气候变暖和人类活动等全球变化背景下，森林生态系统的多样性受到威胁，森林群落结构和多样性将发生剧烈地变化 (Freeman et al., 2018; Esquivel-Muelbert et al., 2019; Salick et al., 2019)。从植物群落物种组成和多样性变化的角度研究森林群落的动态变化，在森林生态系统的保护和恢复过程中可以提供重要的理论价值和实践指导 (McDowell et al., 2020; 丁晖等，2021)。尽管森林群落多样性的动态变化和背后的生态学机制对林业管理和多样性保护策略制定具有重要意义，但研究群落的动态变化需要多年持续的样方监测数据，目前还相对匮乏。

山地生态系统中，生物多样性沿海拔梯度的分布模式及其成因一直是生态学家关注的热点问题之一 (Peters et al., 2019; Rahbek et al., 2019)。多样性沿海拔梯度的分布规律受到区域地质历史、气候、能量、面积和人类活动等因素的影响 (Antonelli et al., 2018; Peters et al., 2019; Hu et al., 2020)。尤其是自工业革命以来，受到人口数量激增和土地利用快速改变等影响，许多山地低海拔区域大量的原生植被农田和耕地取代，急剧改变了山地生物多样性的原有分布规律(Guo et al., 2018)，因此沿海拔梯度的生物多样性分布格局受到了人类活动和气候等要素的综合影响 (Peters et al., 2019)。人类活动和气候变化等可加剧物种的垂直迁移、分布区面积的变化甚至植被的变迁等 (祖奎玲和王志恒，2022)。例如，美洲钦博拉索山(Chimborazo)，过去 200 年间植被平均向上爬升超过了 500 m (Morueta-Holme et al., 2015)；欧洲阿尔卑斯山的百余种植物物种向高海拔迁移 (Steinbauer et al., 2018; Rumpf et al., 2018)；

过去 70 多年间中国 29 个山地生态系统中很多植物同样呈现往高海拔迁移趋势(Zu et al., 2021, 2023)。与此同时，除物种多样性维度外，系统发育多样性将物种之间的亲缘关系和进化历史信息考虑其中，在群落构建机制和生物多样性保护等领域具有重要的应用价值(Webb et al., 2002; 罗亚皇等，2013; 刘杰等，2017)，尽管沿海拔梯度森林群落的系统发育结构和多样性有大量的报道 (Qian et al., 2014; Xu et al., 2017; Luo et al., 2019a)，但是，海拔梯度上系统发育多样性如何随时间尺度的变化却鲜见报道，亟待深入开展研究 (Li D et al., 2020)。

亚热带常绿阔叶林是我国亚热带山地生态系统中最具代表性、最重要的植被类型，其作为全球常绿阔叶林的主体部分，是植物多样性和特有性最为丰富的植被类型，也是重要的生态系统服务功能区域 (中国植被编辑委员会，1980; 宋永昌，2013)。高黎贡山呈南北走向，是我国生物多样性的关键地区, 连接着东喜马拉雅地区、横断山地区和印-缅地区 3 个全球生物多样性热点区(Mittermeier, 2004；Liu et al., 2022), 是我国西南生态安全的重要屏障 (Luo et al., 2023)。高黎贡山沿海拔梯度分布着季风常绿阔叶林、半湿润常绿阔叶林、中山湿性常绿阔叶林和山顶苔藓矮林等完整垂直带谱 (李恒等，2000)，是研究亚热带常绿阔叶林沿海拔梯度多样性分布格局和动态的天然实验室。前期有研究表明高黎贡山种子植物的物种丰富度沿海拔梯度呈单峰分布格局，这种格局与温度、降水、及干扰程度等因素关联 (Wang et al., 2007；徐成东等，2008；Yue & Li, 2021)。然而，这些工作仅基于志书文献或通过一次调查解析了一个时间剖面的植物物种多样性分布格局，基于森林样方的监测，区域内典型的森林群落的物种组成、物种和系统发育多样性随时空的动态变化过程如何，不同坡向变化趋势是否一致等问题尚待回答。

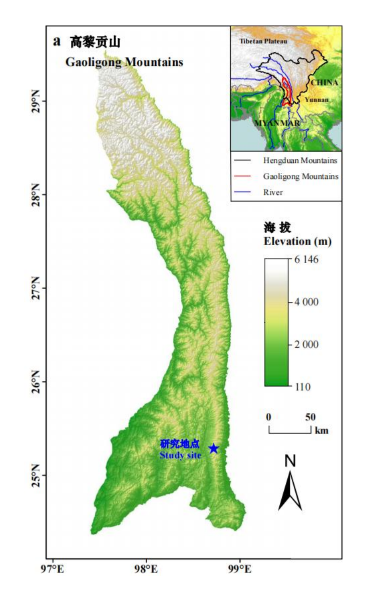
本研究以高黎贡山南段东西坡设立的海拔梯度固定监测样地为研究对象，基于 2004 年、2008 年和 2013 年 3 次系统的群落调查数据，分析了不同海拔、时间、坡向乔木层(DBH≥5 cm) 的物种组成、物种多样性和系统发育多样性的变化趋势。拟回答以下 3 个科学问题：（1）高黎贡山南段森林乔木层的物种和系统发育多样性沿海拔梯度分布格局如何，不同时期的格局是否一致；（2）随着时间推移，物种和系统发育多样性有无显著的变化；（3）空间尺度上，不同海拔和坡向的物种组成变化趋势如何，其主要贡献的物种有哪些。研究试图为在全球变化背景下为高黎贡山亚热带常绿阔叶林的生物多样性保护、生态系统管理及植被恢复等提供理论依据。

1 研究材料与方法

1.1 研究区域概况和样带设置

高黎贡山位于我国西南地区，主体位于云南省西部，北迄西藏自治区东南部，其范围是怒江和伊洛瓦底江的分水岭（图 1：a），行政区域主要包括我国云南省盈江、梁河、龙陵、腾冲全境、隆阳、泸水、福贡、贡山的西部、西藏自治区察隅南部以及缅甸北部克钦邦，区域面积 4.39×10^4 km^2 (Luo et al., 2023)。在地质过程和河流侵蚀的作用下，塑造了高黎贡山巨大的海拔落差，沿海拔分布有亚热带、温带和寒温带等气候带类型。气候上，高黎贡山主要受印度洋季风的影响，表现出干湿分明的季节特征，也即 5—10 月为雨季，11 月至翌年 4 月为旱季。

本研究地点位于高黎贡山南段，属云南高黎贡山国家级自然保护区保山管护局辖区，东坡位于保山市隆阳区，由隆阳分局管理，而西坡则位于保山市腾冲市境内，归腾冲分局管辖。2004 年，云南高黎贡山国家级自然保护区保山管护局在百花岭—南斋公房—林家铺一线沿海拔梯度设立了 17 个固定监测样方（表 1；图 1：b），其中东坡的海拔跨度为 960~2 878 m，设置 11 个样方；西坡的海拔跨度为 2 096~2 860 m，包括 6 个样方；每个样方的面积大小为 400 m^2 (20 m × 20 m)。本研究设置的森林样方兼顾研究区域代表性的植被类型和海拔梯度（表 1），值得注意的是，本研究中东坡低海拔的 4 个样地（E1-E4）位于人类干扰很强的区域，以残存的片段化次森林为主，乔木层的物种数和个体稀少（表 1），但是本研究将其纳入监测体系中，试图掌握这些次森林中的物种和个体的动态变化。



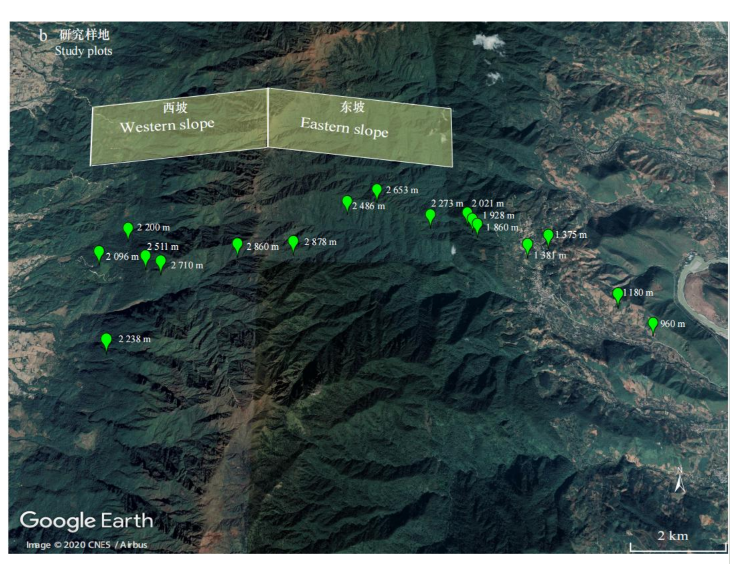


图 1 研究区域和不同坡向设置的海拔梯度样方

Fig. 1 The study area and plot distribution along elevational gradients at different aspects

表 1 样地的基本信息及分布的优势树种(物种丰富度和多度为 2004 年调查的数据)

Table 1 The basic information and dominant species of each plot (the species richness and abundance were obtained from year 2004)

样地编号 Plot ID	坡向 Aspect	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Elevation (m)	优势物种 Dominant species	林权归属 Ownership of forests	干扰强度 Disturbance intensity	物种丰富度 Species richness	多度 Abundance
E1	东 Eastern	98°49′42″ E	25°16′08″ N	960	诃子 *Terminalia chebula*	集体林 Communal forest	中 Medium	1	1
E2	东 Eastern	98°49′17″ E	25°16′32″ N	1 180	麻栎 *Quercus acutissima*	集体林 Communal forest	中 Medium	4	18
E3	东 Eastern	98°48′25″ E	25°17′26″ N	1 375	红木荷 *Schima wallichii*	农田边缘 Field edge	强 Intense	1	1
E4	东 Eastern	98°48′05″ E	25°17′18″ N	1 381	红木荷 *Schima wallichii*	咖啡地边缘 Coffee agroforest edge	强 Intense	1	1
E5	东 Eastern	98°47′22″ E	25°17′38″ N	1 860	元江锥、银木荷、香花木姜子 *Castanopsis orthacantha*, *Schima argentea*, *Litsea panamanja*	集体林 Communal forest	中 Medium	21	118
E6	东 Eastern	98°47′18″ E	25°17′43″ N	1 928	元江锥、高山锥 *Castanopsis orthacantha, Castanopsis delavayi*	保护区 Protected area	弱 Weak	10	44
E7	东 Eastern	98°47′14″ E	25°17′49″ N	2 021	元江锥、硬壳柯 *Castanopsis orthacantha, Lithocarpus hancei*	保护区 Protected area	弱 Weak	13	118
E8	东 Eastern	98°46′40″ E	25°17′48″ N	2 273	元江锥、瑞丽润楠、翅柄紫茎 *Castanopsis orthacantha, Machilus shweliensis, Stewartia pteropetiolata*	保护区 Protected area	弱 Weak	12	75
E9	东 Eastern	98°45′24″ E	25°18′03″ N	2 486	白穗柯、云南木犀榄 *Lithocarpus leucostachyus, Olea tsoongii*	保护区 Protected area	弱 Weak	8	98
E10	东 Eastern	98°45′52″ E	25°18′14″ N	2 653	银木荷、马缨杜鹃、西桦 *Schima argentea, Rhododendron delavayi, Betula alnoides*	保护区 Protected area	弱 Weak	7	207
E11	东 Eastern	98°44′35″ E	25°17′26″ N	2 878	白穗柯、云南铁杉 *Lithocarpus leucostachyus, Tsuga Dumosa*	保护区 Protected area	弱 Weak	9	132
W1	西 Western	98°41′42″ E	25°17′21″ N	2 096	滇木荷、华山矾、 台湾杉 *Schima noronhae, Symplocos chinensis, Taiwania cryptomerioides*	集体林 Communal forest	中 Medium	2	54
W2	西 Western	98°42′05″ E	25°17′42″ N	2 200	滇木荷 、西藏虎皮楠 *Schima noronhae*, *Daphniphyllum himalense*	保护区 Protected area	弱 Weak	7	26
W3	西 Western	98°42′00″ E	25°16′05″ N	2 238	硬壳柯、曼青冈 *Lithocarpus hancei, Cyclobalanopsis oxyodon*	保护区 Protected area	弱 Weak	10	63
W4	西 Western	98°42′24″ E	25°17′16″ N	2 511	硬壳柯、坚木山矾 *Lithocarpus hancei, Symplocos dryophila*	保护区 Protected area	弱 Weak	10	51
W5	西 Western	98°42′38″ E	25°17′11″ N	2 710	马缨杜鹃、腾冲柳、华山松 *Rhododendron delavayi, Salix tengchongensis, Pinus armandii*	保护区 Protected area	弱 Weak	7	144
W6	西 Western	98°43′45″ E	25°17′25″ N	2 860	白穗柯、乔木茵芋 *Lithocarpus leucostachyus, Skimmia arborescens*	保护区 Protected area	弱 Weak	6	54

1.2 群落调查

本研究将森林群落内的乔木层定义为群落内胸径（DBH）≥5 cm 的植株，这些个体涵盖了区域内的典型植被类型的优势树种（表 1）。分别于 2004 年、2008 年和 2013 年对样地内的乔木树种进行调查统计，对样方内每棵胸径≥5 cm 的乔木进行挂牌编号和每木调查，在复查期间对新增个体进行补挂牌和调查。调查内容包括物种、胸高直径、高度、冠幅等植物群落调查指标。统计 3 次调查出现的所有乔木物种的种类和个体数，然后用于下述分析。

1.3 物种多样性和物种组成

本研究使用物种丰富度 (species richness, *S*)、Shannon-Wiener 指数(*H*) (Shannon, 1949) 和 Simpson 指数(*D*) (Simpson, 1949)表征物种多样性。

$$H = -\sum_{i=1}^{s}(P_i \ln P_i)；$$

$$D = 1 - {P_i}^2。$$

式中：P_i 为第 i 个物种的个体数占样方内的总个体数的比率；S 为样方出现的物种数。

我们利用非度量多维尺度方法 (non-metric multi-dimensional scaling, NMDS) 分析样方内的物种组成，分析采取基于多度的 Bray-Curtis 法 (Anderson et al., 2011)，选取第 1 和 2 维度展示排序结果。

1.4 系统发育多样性

用 R 包中的 V.PhyloMaker 包中的 Scenario 3 方法根据其所在科或属的系统位置添加到相应的科或属中，对样方内的 83 个木本植物构建系统发育树，V.PhyloMaker 整合了全球 74 533 种维管植物的系统发育关系 (Jin & Qian, 2019)，若进化树上没有本研究中涉及的物种，我们将物种在属一级进行随机整合到系统发育树中。选用系统发育多样性（phylognetic diversity, Faith’s PD）、平均配对距离（mean pairwise distance, MPD）和平均最近邻体距离（mean nearest taxonomic distance, MNTD）3 个指数。其中，Faith’s PD 反映了群落内分类单元谱系分支长度占谱系中所有分支长度的比例 (Faith, 1992)；MPD 反映了群落内物种之间的平均系统发育距离；MNTD 反映群落内最近邻体系统发育距离 (Webb et al., 2002)。本研究将 3 个系统发育指数进行标准化处理，即将每个群落内的系统发育多样性指标与零模型进行比较。本研究零模型采用系统发育树末端的物种随机置换 999 次 (Gotelli, 2000)，获得 SES.PD，SES.MPD，SES. MNTD，当 SES 大于 0 时表示离散，小于 0 时表示聚集 (Webb et al., 2002)。计算公式如下:

$$SES.PD = \frac{PD_{obs} - mean(PD_{random})}{sd(PD_{random})};$$

$$SES.MPD = \frac{MPD_{obs} - mean(MPD_{random})}{sd(MPD_{random})};$$

$$SES.MNTD = \frac{MNTD_{obs} - mean(MNTD_{random})}{sd(MNTD_{random})}。$$

式中：*obs* 表示实际观测的值；*mean* 表示随机模拟的平均值；*sd* 表示随机模拟的标准方差。

1.5 数据分析

为了分析沿海拔梯度物种多样性和系统发育多样性的分布格局，本研究接三个调查时间点分别进行分析，基于响应变量的数据分布特点，研究采用广义线性混合模型(generalized linear mixed model, GLME)分析海拔对物种和系统发育多样性的影响。其中物种丰富度采用 Poisson 分布，其余响应变量采用 Gaussian 分布 (Luo et al., 2023)。将海拔梯度设置为固定效应，随机效应为海拔|坡向，计算模型参数和解释度，其中 marginal R^2 仅包含固定效应的 R^2，conditional R^2 包含固定效应和随机效应的 R^2 (Nakagawa & Schielzeth, 2013)。因海拔梯度生物多样性的变化可能是非线性变化，我们同时用一次项和二次项分别进行拟合，然后将 AICc 越小的模型定义为更优的模型。

为了分析时间尺度上高黎贡山森林群落乔木层物种多样性和系统发育多样性的变化趋势，本研究采用配对的 *t* 检验分别比较三个时间点物种多样性和系统发育多样性的差异性。为了探讨空间尺度上不同海拔和坡向的森林群落在物种组成上的变化趋势及主要的贡献的物种，本研究采用 Legendre 和 Condit (2019) 的方法，基于 Temporal Beta Indices (TBI)指数，然后检验其显著性。具体而言，该方法可以比较每个样方在 T1 和 T2 时间点的物种组成的差异性，其包含两个组分，即 B 组分（物种散失 species losses）和 C 组分（物种获得 species gains）， B 和 C 的组分将用进一步用于生成 B-C 图。该方法可以用于比较 B 和 C 组分在每个样地或者整体样方的差异性检验。我们分别比较 2004 年、2008 年和 2013 年三个时间点的差异，该方法在 *adespatial* 包中的 *TBI* 函数和 *plot.TBI* 函数完成 (Dray et al., 2019)。上述所有的分析均在 R 3.6.3 (The R Development Core Team, 2019)中完成。

2 研究结果

2.1 乔木层物种和系统发育多样性的海拔梯度格局

在样方内共调查到 DBH≥5 cm 的乔木物种 83 种，依据 APG IV 系统，隶属于 54 属 30 个科。沿海拔梯度物种多样性（物种丰富度，Shannon 指数和 Simpson 指数）呈现单峰分布格局，中海拔多样性最大（图 2）。通过与物种的亲缘关系随机化的零模型进行比较，发现标准化的系统发育多样性（SES. PD，SES.MPD，SES.MNTD）沿海拔梯度呈上升的趋势，低海拔系统发育呈聚集的结构，高海拔呈随机或离散的结构（图 3）。

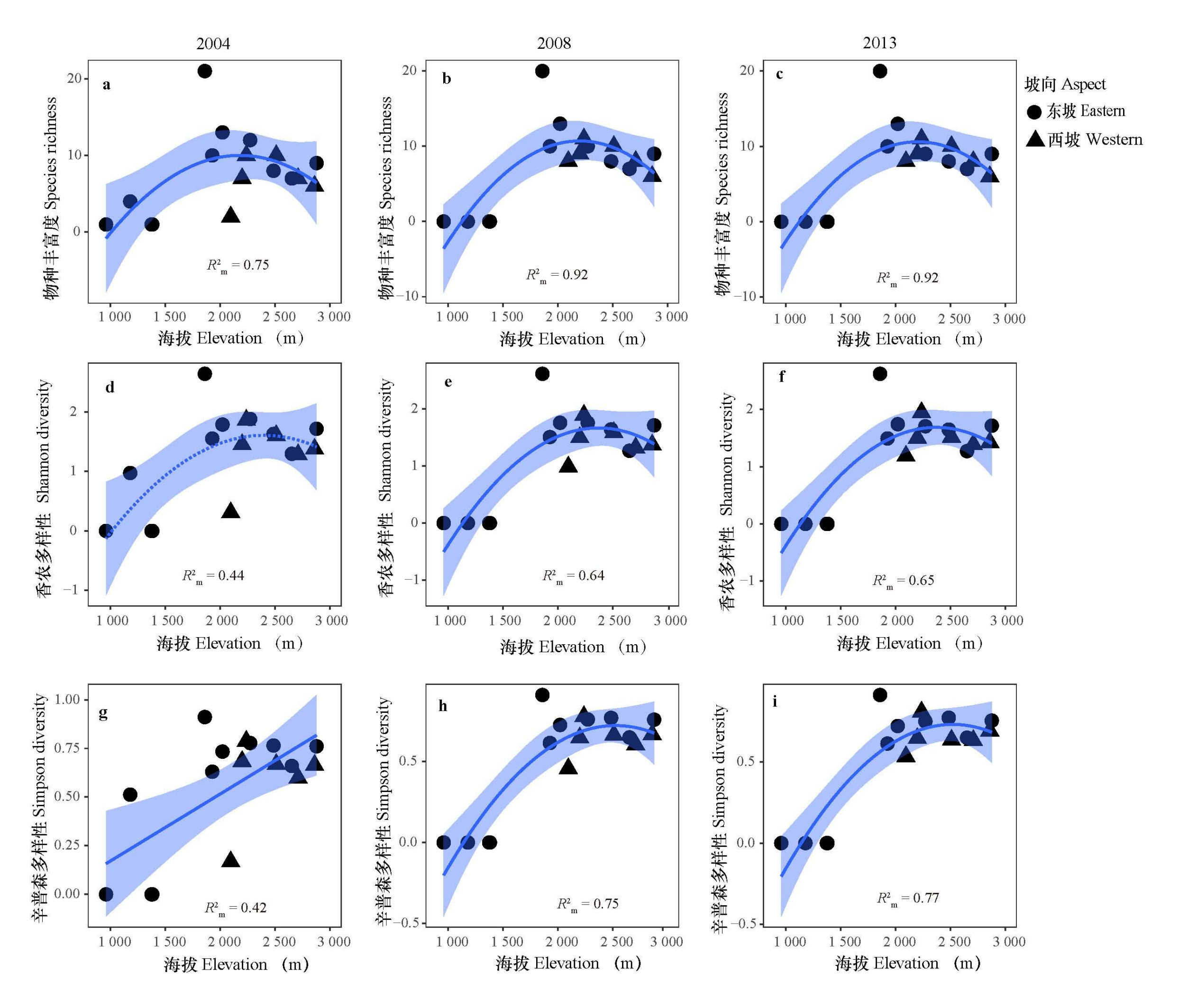


图 2 高黎贡山南段森林乔木层物种多样性沿海拔梯度的变化趋势

Fig. 2 Species diversity of forest arbor layer along elevational gradients in the southern Gaoligong Mountains

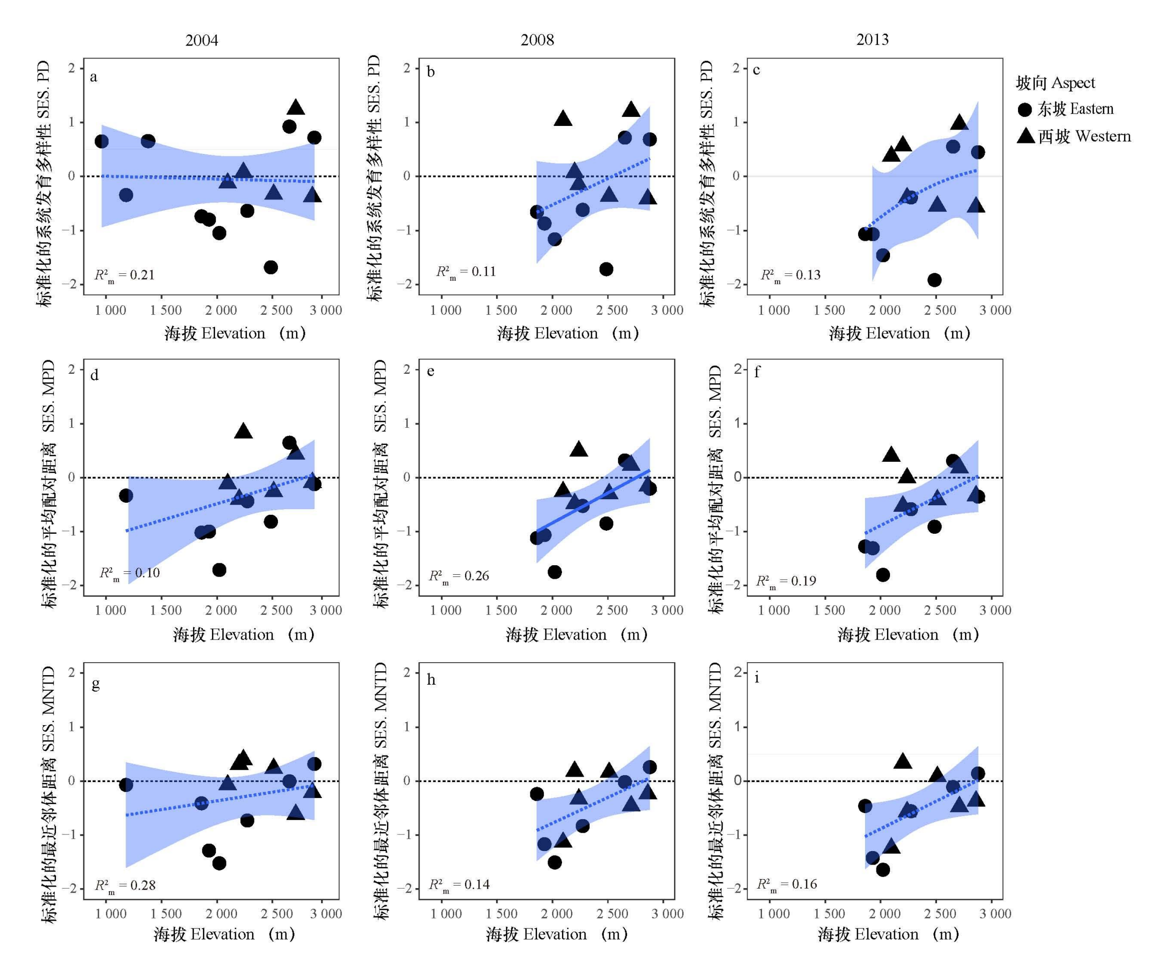
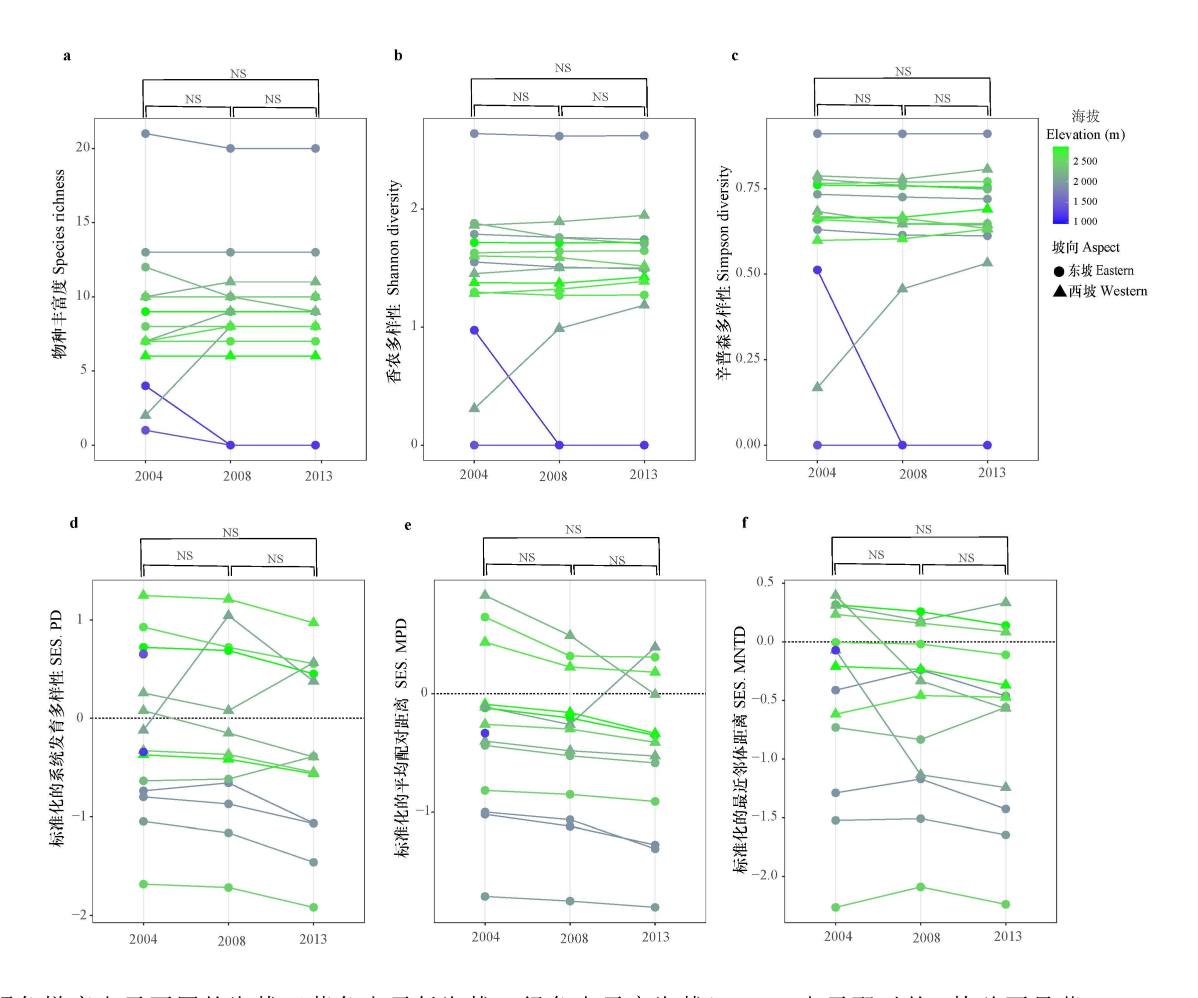


图 3 高黎贡山南段森林乔木层系统发育多样性沿着海拔梯度的变化趋势

Fig. 3 Phylogenetic diversity of forest arbor layer along elevational gradients in the southern Gaoligong Mountains

2.2 物种和系统发育多样性随时间尺度的变化

时间尺度上，配对的 *t* 检验结果表明，2004—2008—2013 年整体的森林群落乔木层在物种多样性和系统发育多样性上并未发生显著性变化（图 4）。但是，系统发育结构随着时间的推移呈现更加聚集的趋势（图 4）。



颜色梯度表示不同的海拔（蓝色表示低海拔，绿色表示高海拔），NS 表示配对的 *t* 检验不显著（*P*>0.05）。

Color gradients indicate different elevations (blue indicates low elevation and green indicates high elevation), NS indicates no significant differences based on *t*-tests (*P*>0.05).

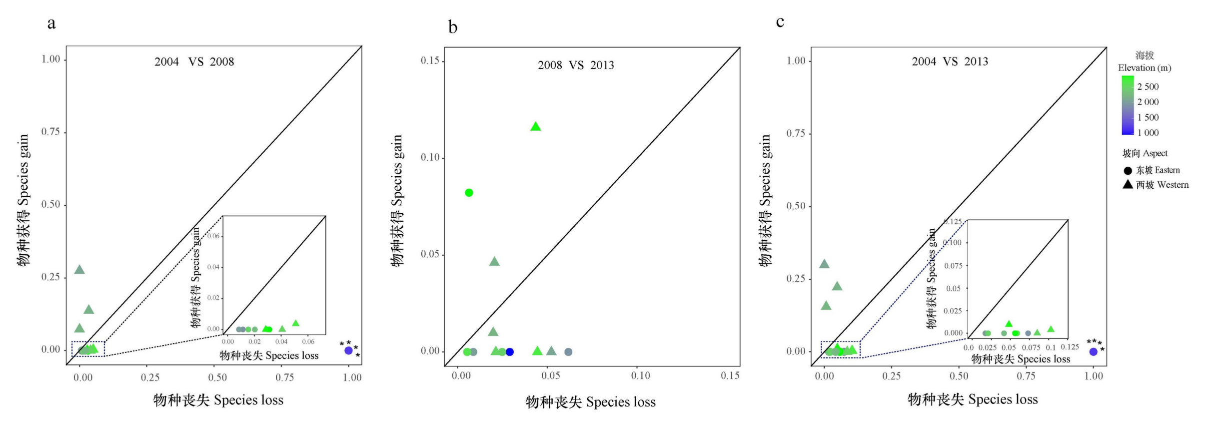
图 4 高黎贡山南段森林乔木层沿海拔梯度不同调查年份物种多样性和系统发育多样性的差异

Fig. 4 Changes of species and phylogenetic diversity of forest arbor layer across different census year along elevational gradients in the southern Gaoligong Mountains

2.3 海拔梯度上不同坡向物种组成的变化

2004 年共调查到 71 个物种 1 205 个植株个体，而 2008 年调查到 76 个物种 1 190 个植株个体， 2013 年调查到 76 个物种 1 164 个植株个体。不同坡向和不同海拔在物种组成上差异较大。海拔梯度上，东坡低海拔(960~1 381 m)区域内的 4 个样方呈现显著的物种完全丧失（图 5），其植被完全被耕地所替代。其中，麻栎(*Quercus acutissima*)、清香木(*Pistacia weinmanniifolia*)、枳椇 (*Hovenia acerba*)和假香冬青(*Ilex wattii*)等为主要的丧失物种（表 2）。相反，基于多度的β多样性分析表明，物种获得主要集中在西坡低海拔的 3

个样方（图 5），群落中丰富度显著增加的物种主要为曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*)、华山矾(*Symplocos chinensis*)和台湾杉(*Taiwania cryptomerioides*)等（表 2）。



东坡低海拔 4 个样地均呈现显著差异（* 表示显著差异）。

Four plots in low elevations of eastern slope exhibit significant differences (* indicates significant differences)

图 5 高黎贡山南段森林乔木层沿海拔梯度不同年际间物种组成的变化（物种丧失和获得）趋势

Fig. 5 Changes of species composition (species losses and gains) of forest arbor layer across different census year along elevational gradients in the southern Gaoligong Mountains

表 2 不同调查年份（2004—2008—2013 年）乔木层物种丰富度的变化信息

Table 2 Changes of species abundance of forest arbor layer among different census years in our study plots (2004−2008−2013)

中文名 Chinese name	拉丁名 Latin name	科名 Family	2004	2008	2013
清香木	*Pistacia weinmanniifolia*	Anacardiaceae	1	0	0
麻栎	*Quercus acutissima*	Fagaceae	12	0	0
枳椇	*Hovenia acerba*	Rhamnaceae	2	0	0
假香冬青	*Ilex wattii*	Aquifoliaceae	1	1	0
诃子	*Terminalia chebula*	Combretaceae	1	0	0
盐肤木	*Rhus chinensis*	Anacardiaceae	0	2	0
团香果	*Lindera latifolia*	Lauraceae	0	1	0
厚叶柯	*Lithocarpus pachyphyllus*	Fagaceae	0	1	0
构树	*Broussonetia papyrifera*	Moraceae	0	0	1
灯台树	*Cornus controversa*	Cornaceae	0	0	2
杉木	*Cunninghamia lanceolata*	Cupressaceae	0	0	2
红花木莲	*Manglietia insignis*	Magnoliaceae	0	0	1
曼青冈	*Cyclobalanopsis oxyodon*	Fagaceae	0	4	14
小叶女贞	*Ligustrum quihoui*	Oleaceae	0	1	1
毛叶木姜子	*Litsea mollis*	Lauraceae	0	1	2

华山矾	*Symplocos chinensis*	Symplocaceae	0	2	5
台湾杉	*Taiwania cryptomerioides*	Cupressaceae	0	1	4

3 讨论与结论

3.1 物种多样性和系统发育多样性的海拔梯度格局

大量的研究表明植物多样性沿海拔梯度的分布样式呈现单峰分布格局且峰值位于研究山体海拔梯度中间偏下的位置 (Guo et al., 2013)。然而气候变化和人类活动等要素可能改变这种山地植物多样性的垂直分布格局 (Hisano et al., 2018; Peters et al., 2019)。本研究中沿海拔梯度物种多样性呈现单峰分布格局，这与高黎贡山原生林调查的海拔梯度格局（单调递减）（Luo et al., 2023）表现不一致，归其原因，本研究中包含了更大的海拔跨度，推测包含低海拔强烈的人为干扰的样方可能是形成单峰分布格局的主要原因。不同调查时间的结果表明，物种多样性的单峰分布格局并未发生显著改变，表明中海拔的森林群落中乔木层的物种组成和多样性基本保持稳定。与物种多样性相比，系统发育多样性将进化历史信息和物种间的亲缘关系纳入其中，在群落构建和生物多样性保护等研究领域得到了广泛应用 (Faith, 1992; Donoghue, 2008; Cavender-Bares et al., 2009)。此前对马来西亚热带雨林森林群落沿海拔梯度的研究显示，在高海拔可能因性状的趋同作用致使群落系统发育结构呈离散趋势，而位于山麓和丘陵的群落的群落系统发育结构则呈聚集分布 (Culmsee & Leuschner, 2013)，与该研究相似，本研究中高海拔乔木层的系统发育呈离散或者随机的结构，研究结果不支持热带生态位保守性假说(tropical niche conservatism hypothesis) (Wiens & Donoghue, 2004), 这可能由于高海拔地区的物种对资源利用趋同导致其分化，也有可能与扩散限制相关。同样，这与高黎贡山北段的植物系统发育结构沿海拔梯度从离散到聚集的结果不同 (Yue & Li, 2021)，我们推测，人为的干扰和低海拔河谷区域的干热环境可能是造成系统发育聚集的主要原因，这也暗示高黎贡山南部和北部在区域人口密度和气候环境要素等方面存在较大差异。

3.2 物种多样性和系统发育多样性的时间动态变化

时间尺度上对森林样地实施长期监测，对于理解生物多样性的变化、生态系统功能的转变以及森林生态系统的有效管理均具有重要的意义 (Liang et al., 2016)。整合分析的结果表明，低海拔森林覆盖度的改变是影响植物分布海拔范围改变的关键驱动力 (Guo et al., 2018)。类似地，本研究中，整体的森林群落物种多样性和系统发育多样性并未呈现显著

的改变，归其原因，高黎贡山中高海拔分布有大量完整的亚热带常绿阔叶林原生植被，是我国亚热带常绿阔叶林最为集中、完整且典型的区域，中高海拔区域内的物种组成在时间尺度上变化较小，群落结构相对稳定，可能受制于自然的演替过程，因此整体上随时间呈现出稳定的群落组成。但是，处于保护区以外的次森林或者残存的片段化次森林，例如东坡 960~1 381 m 海拔区域的森林样地，因处于保护区以外，一方面，土地利用的改变（开垦农田和种植经济作物等）直接造成森林乔木树种多样性的完全散失，另一方面，距离村庄较近，人类活动较为频繁，砍伐和旅游开发等不可避免的造成物种多样性下降。与之相反，西坡物种多样性在时间尺度上呈上升的趋势，一方面西坡较低海拔区域处于干扰后的演替恢复阶段，同时，与较低海拔区域进行退耕还林等活动密切相关。可见，东西坡低海拔区域的森林群落受到较强烈的人为干扰，这种干扰直接改变了森林乔木层的物种组成和多样性。值得一提的是，1983 年，高黎贡山建立自然保护区，1986 年升为国家级自然保护区，保护区内人为砍伐、干扰程度等随之下降，当地居民保护意识逐渐增强，伴随着群落演替的进行，即便在低海拔区域，从 2008 年以后物种组成和物种多样性变化较小，暗示区域内的物种多样性和生态系统功能正处于积极的恢复过程中，整体看来保护区群落的稳定性得到进一步加强。

在时间尺度上，系统发育多样性的变化趋势的研究主要集中在草地生态系统中，例如有研究表明随着时间梯度（2000—2018 年），持续的干旱驱动了美洲草地的系统发育多样性下降 (Li D et al., 2020)。但是，在森林群落中，尤其是海拔梯度上森林群落的系统发育多样性变化未见报道。我们的研究证实高黎贡山 2004 至 2013 年森林群落的系统发育发育多样性呈下降的趋势，暗示群落中的物种亲缘关系更为接近，但是，造成系统发育多样性下降的驱动力是人类活动、气候变化亦或是其他因素还有待研究。与此同时，我们的研究仅包含了乔木层 2004—2013 年的变化趋势，2013 年后这些森林群落又发生了如何变化，仍需结合新一轮的调查数据开展分析和深入探讨，未来的研究中将值得重点关注。

3.3 不同坡向和海拔的物种组成变化

在山地生态系统中，坡向往往是影响植物组成和多样性分布差异的一个关键地形因子，各坡向在土壤、水分、热量和光照因子等可能存在较大差异 (Winkler et al., 2016; Dearborn & Danby, 2017)。南北走向的高黎贡山受到西南方向印度洋季风的影响 (An, 2014)，具有典型的焚风效应，与东坡相比，西坡往往具有较高的降水 (李恒等，2000)，这可能进一步驱动东西坡物种组成的变化。比如，怒山山脉作为隔离障碍，耦合了季风背景下的降水和温度变化，驱动了东西坡喜马拉雅红豆杉（*Taxus wallichiana*）的物种分化，导致了东西

坡分布有不同的物种 (Liu et al., 2013)。这种微进化的过程循环往复，将导致不同坡向植物区系组成的差异。本研究结果表明，东西坡向上物种组成存在很大分异，在中高海拔相同海拔段内，西坡的物种多样性高于东坡。我们推测这可能与西坡具有较大的降水量有关，一方面，较充沛的降水可能孕育更高的植物物种库，另一方面降低局域群落内的水分胁迫，促进更多的物种共存 (Jiménez-Alfaro et al., 2018)。值得注意的是，由于东坡低海拔样地土地利用类型的改变，一些干热河谷分布的物种如诃子、麻栎、清香木、枳椇和假香冬青等从 2008 年后在片段化次森林乔木层中消失，因此，下一步的生物多样性保护中这些物种需要在区域尺度进行关注和监测。相反，西坡低海拔的样方，群落中丰富度显著增加的物种主要为曼青冈、华山矾和台湾杉等，其中，曼青冈和华山矾的个体数增加可能与群落演替进程相关联，两者属于该演替阶段的优势种；然而，台湾杉是人工栽培，属于人为影响的结果。此外，西坡低海拔地区开展了系列珍稀濒危物种[如红花木莲 (*Manglietia insignis*)、大树杜鹃(*Rhododendron protistum* var. *giganteum*)]的保护和恢复措施，这将有利于该区域森林群落的抚育和植被恢复。本研究中，我们进一步发现东西坡向上位于中高海拔的森林样方整体呈现物种丧失、驱动这种变化的关键生物(如物种之间的竞争等)和非生物(如持续的干旱、极端天气等)过程还有待深入开展长期监测研究。

3.4 山地生物多样性保护启示

山地是一个复杂的生态系统，是人类社会发展的自然福祉，生物多样的摇篮，蕴藏着丰富的生态系统服务功能 (Antonelli et al., 2018; Luo et al., 2019b; Hu et al., 2020)。随着人类活动对自然生态系统影响的加剧和极端气候的频发，山地生物多样性的保护面临极大挑战。目前亚洲山地低海拔区域保护区的覆盖度远远低于生物多样性公约 17%的“爱知目标 11” (Elsen et al., 2018)，这种不足将进一步受到全球和区域海拔梯度依赖的变暖过程影响 (Pepin et al., 2015; Li B et al., 2020)，尤其是低海拔地区。在高黎贡山，中高海拔保护区内的群落组成和结构随时间尺度表现稳定，表明保护成效显著。然而拥有独特的物种组成和系统发育多样性的低海拔区域，因未在保护区内，在不到 10 年时间，植被发生了彻底的改变，4 个样地被耕地替换，这将导致大量生物多样性和生态系统功能的丧失。实际上，在整个高黎贡山乃至云南的多数山地，当前自然植被垂直分布格局多呈“锅盖头”样式，即高海拔是残存的自然植被，低海拔区域的原生植被多由耕地或人工林所替代。这种格局也得到了大尺度研究的证实，在 2001 年到 2018 年间，全球山地毁林面积达 7.1%，在海拔梯度上，山地毁林主要集中在中低海拔（<1 000 m）区域 (He et al., 2023)。我们建议针对上述危机，在低海拔地区抢救性地增设保护小区(microreserves)，以增加整个保护

区对山体生态系统完整性的覆盖。此外，本研究所使用的长期群落动态监测结合多维度生物多样性指标（如物种多样性和系统发育多样性）的策略可以在其他保护区中予以尝试，鼓励可进一步囊括遗传多样性和功能多样性等维度。

致 谢: 特别感谢高黎贡山国家自然保护区隆阳分局和腾冲分局协助开展野外调查。感谢朱光福先生协助绘制图 1，感谢 Moses Wambulwa 博士协助修改英文摘要。

参考文献：

丁晖，陈水飞，徐辉，等，2022. 2018 年武夷山亚热带常绿阔叶林乔木层动态[J]. 生态学报，42(8): 3458-3469.[DING H, CHEN SF, XU H, 2022. Dynamics of arbor layer in the subtropical evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2013-2018[J]. Acta Ecol Sin, 42(8): 3458-3469.]

李恒， 郭辉军，刀志灵，2000. 高黎贡山植物[M]. 北京：科学出版社.[LI H, GUO HJ, DAO ZL, 2000. Flora of Gaoligong Mountain [M]. Beijing: Science Press.]

刘杰，罗亚皇，李德铢，等， 2017. 青藏高原及毗邻区植物多样性演化与维持机制:进展及展望[J]. 生物多样性，25 (2): 41-45. [LIU J, LUO YH, LI DZ, et al., 2017. Evolution and maintenance mechanisms of plant diversity in the Qinghai-Tibet Plateau and adjacent regions: retrospect and prospect[J]. Biodiver Sci, 25 (2): 41-45.]

罗亚皇，刘杰，高连明，等，2013. DNA 条形码在生态学研究中的应用与展望[J]. 植物分类与资源学报，35 (6): 761-768. [LUO YH, LIU J, GAO LM, et al., 2013. Applications and advances of DNA barcoding in ecological studies[J], Plant Divers Resour, 35 (6): 761-768.]

宋永昌，2013. 中国常绿阔叶林：分类·生态·保育[M]. 北京：科学出版社. [SONG YC, 2013. Evergreen broad-leaved forests in China: Classification-Ecology-Conservation[M]. Beijing: Science Press.]

王志恒， 陈安平，朴世龙，等，2004. 高黎贡山种子植物物种丰富度沿海拔梯度的变化[J]. 生物多样性， 12 (1): 82-88.[WANG ZH, CHEN AP, PIAO SL, et al., 2004. Pattern of species richness along an altitudinal gradient on Gaoligong Mountains, Southwest China[J]. Biodivers Sci, 12 (1): 82-88.]

徐成东，冯建孟，王襄平，等， 2008. 云南高黎贡山北段植物物种多样性的垂直分布格局[J]. 生态学杂志，27 (3): 323-327.[XU CD, FENG JM, WANG XP, et al., 2008. Vertical distribution patterns of plant species diversity in northern Mt. Gaoligong, Yunnan Province

[J]. Chin J Ecol, 27 (3): 323-327.]

中国植被编辑委员会，1980. 中国植被[M]. 北京：科学出版社.[THE EDITORIAL COMMITTEE OF VEGETATION OF CHINA,1980. Vegetation of China [M]. Beijing: Science Press.]

祖奎玲，王志恒，2022. 山地物种海拔分布对气候变化响应的研究进展[J]. 生物多样性，30(5): 21451.[ZU K, WANG ZH, 2022. Research progress on the elevational distribution of mountain species in response to climate change [J]. Biodivers Sci, 30(5): 21451.]

AN ZS, 2014. Late Cenozoic climate change in Asia: loess, monsoon and monsoon-arid environment evolution[M]. Dordrecht: Springer.

ANDERSON MJ, CRIST TO, CHASE JM, et al., 2011. Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist[J]. Ecol Lett, 14 (1): 19-28.

ANTONELLI A, KISSLING WD, FLANTUA SG, et al., 2018. Geological and climatic influences on mountain biodiversity[J]. Nat Geosci, 11 (10): 718-725.

CAVENDER-BARES J, KOZAK KH, FINE PV, et al., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology[J]. Ecol Lett, 12 (7): 693-715.

CULMSEE H, LEUSCHNER C, 2013. Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests[J]. J Biogeogr, 40 (10): 1997-2010.

DEARBORN KD, DANBY RK, 2017. Aspect and slope influence plant community composition more than elevation across forest-tundra ecotones in subarctic Canada[J]. J Veg Sci, 28 (3): 595-604.

DONOGHUE MJ, 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 105 (Supplement 1): 11549–11555.

DRAY S, BAUMAND, BLANCHET G, et al., 2019. adespatial: Multivariate multiscale spatial analysis[CP]. R package version 0.3-3.

ELSEN PR, MONAHAN WB, MERENLENDER AM, 2018. Global patterns of protection of elevational gradients in mountain ranges[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 115 (23): 6004-6009.

ESQUIVEL-MUELBERT A, BAKER TR, DEXTER KG, et al., 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change[J]. Glob Change Biol, 25 (1): 39-56.

FAITH DP, 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity[J]. Biol Conserv, 61 (1): 1-

10.

FREEMAN BG, LEE-YAW JA, SUNDAY JM, et al., 2018. Expanding, shifting and shrinking: The impact of global warming on species' elevational distributions[J]. Global Ecol Biogeogr, 27 (11): 1268-1276.

GOTELLI NJ, 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns[J]. Ecology, 81 (9): 2606-2621.

GUO F, LENOIR J, BONEBRAKE TC, 2018. Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution[J]. Nat Commun, 9 (1): 1315.

GUO Q, KELT DA, SUN Z, et al., 2013. Global variation in elevational diversity patterns[J]. Sci Rep, 3: 3007.

HISANO M, SEARLE EB, CHEN HYH, 2018. Biodiversity as a solution to mitigate climate change impacts on the functioning of forest ecosystems[J]. Biol Rev, 93 (1): 439-456.

HE X, ZIEGLER AD, ELSEN PR, et al., 2023. Accelerating global mountain forest loss threatens biodiversity hotspots [J]. One Earth, 6: 303-315.

HU A, WANG J, SUN H, et al., 2020. Mountain biodiversity and ecosystem functions: interplay between geology and contemporary environments[J]. ISME J, 14 (4): 931-944.

JIMÉNEZ-ALFARO B, GIRARDELLO M, CHYTRý M, et al., 2018. History and environment shape species pools and community diversity in European beech forests[J]. Nat Ecol Evol, 2 (3): 483-490.

JIN Y, QIAN H, 2019. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants[J]. Ecography, 42 (8): 1353-1359.

LEGENDRE P, CONDIT R, 2019. Spatial and temporal analysis of beta diversity in the Barro Colorado Island forest dynamics plot, Panama[J]. For Ecosyst, 6(1): 1-11.

LI B, CHEN Y, SHI X, 2020. Does elevation dependent warming exist in high mountain Asia?[J]. Environ Res Lett, 15 (2): 024012.

LI D, OLDEN JD, LOCKWOOD JL, et al., 2020. Changes in taxonomic and phylogenetic diversity in the Anthropocene[J]. Proc Roy Soc B-Biol Sci, 287 (1929): 20200777.

LIANG J, CROWTHER TW, PICARD N, et al., 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests[J]. Science, 354 (6309): aaf8957.

LIU J, MOLLER M, PROVAN J, et al., 2013. Geological and ecological factors drive cryptic

speciation of yews in a biodiversity hotspot[J]. New Phytol, 199 (4): 1093-1108.

LIU J, MILNE RI, ZHU GF, et al., 2022. Name and scale matters: clarifying the geography of Tibetan Plateau and adjacent mountain regions [J]. Glob Planet Change, 215: 103893.

LUO YH, CADOTTE MW, BURGESS KS, et al., 2019a. Forest community assembly is driven by different strata-dependent mechanisms along an elevational gradient[J]. J Biogeogr, 46 (10): 2174-2187.

LUO YH, CADOTTE MW, BURGESS KS, et al., 2019b. Greater than the sum of the parts: how the species composition in different forest strata influence ecosystem function[J]. Ecol Lett, 22 (9): 1449-1461.

LUO YH, MA LL, SEIBOLD S, et al., 2023. The diversity of mycorrhiza-associated fungi and trees shapes subtropical mountain forest ecosystem functioning [J]. J Biogeogr, 50(4): 715-729.

MCDOWELL NG, ALLEN CD, ANDERSON-TEIXEIRA K, et al., 2020. Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world [J]. Science, 368(6494): eaaz9463.

MITTERMEIER RA, GIL, PR, HOFFMAN M, et al., 2004. Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions[M]. Chicago: University of Chicago Press.

MORUETA-HOLME N, ENGEMANN K, SANDOVAL-ACUNA P, et al., 2015. Strong upslope shifts in Chimborazo's vegetation over two centuries since Humboldt [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 112(41): 12741-12745.

NAKAGAWA S, SCHIELZETH H, 2013. A general and simple method for obtainingR2from generalized linear mixed-effects models[J]. Methods Ecol Evol, 4 (2): 133-142.

PEPIN N, BRADLEY RS, DIAZ H, et al., 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world[J]. Nat Clim Change, 5 (5): 424-430.

PETERS MK, HEMP A, APPELHANS T, et al., 2019. Climate-land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions[J]. Nature, 568 (7750): 88-92.

QIAN H, HAO Z, ZHANG J, 2014. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China[J]. J Plant Ecol, 7 (2): 154-165.

RAHBEK C, BORREGAARD MK, COLWELL RK, et al., 2019. Humboldt’s enigma: What

causes global patterns of mountain biodiversity?[J]. Science, 365 (6458): 1108-1113.
RUMPF SB, HŰLBER K, KLONNER G, et al., 2018. Range dynamics of mountain plants decrease with elevation [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 115(8): 1848-1853.
SALICK J, FANG Z, HART R, 2019. Rapid changes in eastern Himalayan alpine flora with climate change[J]. Amer J Bot, 106 (4): 520-530.
SIMPSON EH, 1949. Measurement of diversity[J]. Nature, 163 (4148): 688-688.
WANG Z, TANG Z, FANG J, 2007. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China[J]. Divers Distrib, 13 (6): 845-854.
WEBB CO, ACKERLY DD, MCPEEK MA, et al., 2002. Phylogenies and Community Ecology[J]. Annu Rev Ecol Syst, 33 (1): 475-505.
WIENS JJ, DONOGHUE MJ, 2004. Historical biogeography, ecology and species richness[J]. Trends Ecol Evol, 19: 639-644.
WINKLER M, LAMPRECHT A, STEINBAUER K, et al., 2016. The rich sides of mountain summits-a pan-European view on aspect preferences of alpine plants[J]. J Biogeogr, 43 (11): 2261-2273.
STEINBAUER MJ, GRYTNES JA, JURASINSKI G et al., 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming[J]. Nature, 556(7700): 231-234.
XU J, CHEN Y, ZHANG L, et al., 2017. Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation[J]. Ecol Evol, 7 (14): 5056-5069.
YUE J, LI R, 2021. Phylogenetic relatedness of woody angiosperm assemblages and its environmental determinants along a subtropical elevational gradient in China[J]. Plant Diversity, 43 (2): 111-116.
ZU K, WANG Z, ZHU X, et al., 2021. Upward shift and elevational range contractions of subtropical mountain plants in response to climate change[J]. Sci Total Environ, 783: 146896.
ZU K, LENOIR J, FANG J, et al., 2023. Elevational shift in seed plant distributions in China's mountains over the last 70 years[J]. Glob Ecol Biogeogr, 32: 1098-1112.